第 37 卷第 12 期
2017 年 6 月
生　态　学　报
ACTA ECOLOGICA SINICA
Vol.37,No.12
Jun.,2017

DOI: 10.5846/stxb201702100232
王根绪,刘国华,沈泽昊,王文志.山地景观生态学研究进展.生态学报,2017,37(12):3967-3981.
Wang G X, Liu G H, Shen Z H, Wang W Z. Research progress and future perspectives on the landscape ecology of mountainous areas. Acta Ecologica Sinica,2017,37(12):3967-3981.

山地景观生态学研究进展

王根绪[1,*],刘国华[2],沈泽昊[3],王文志[1]
1 中国科学院成都山地灾害与环境研究所,成都　610041
2 中国科学院生态环境研究中心,北京　100085
3 北京大学城市与环境学院,北京　100871

摘要:山地环境对全球变化的高度敏感性及其在陆地淡水资源与生物资源方面的巨大影响,推动山地景观生态学迅猛发展。在系统分析 2000 年以来山地景观生态学文献计量基础上,针对山地景观生态学主要学科方向与科学问题,以山地垂直带谱结构分布模式与形成机制,山地景观生态功能的分布格局与驱动因素,山地景观生态结构与格局对全球变化的响应等三大领域为重点,综述了自 2000 年以来的主要研究进展和取得的新认识,归纳了每个领域现阶段存在的主要前沿问题。围绕上述山地景观生态学重点领域,提出了山地景观生态学未来重点发展的 6 个研究方向:全球山地环境变化综合观测网络与方法、山地多维景观生态格局与时空变化规律及其驱动机制、整合景观生态学方法的林线动态与机制研究、山地生物生产力和物种多样性变化与模拟、景观生态水碳耦合循环变化与影响、山地垂直带谱结构理论与模式等,为进一步推动山地景观生态学发展、准确理解山地环境对全球变化的响应规律及其影响提供理论参考。

关键词:山地景观生态格局;山地景观生态功能;山地景观生态结构变化;研究进展

Research progress and future perspectives on the landscape ecology of mountainous areas

WANG Genxu[1,*], LIU Guohua[2], SHEN Zehao[3], WANG Wenzhi[1]
1 *Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu* 610041, *China*
2 *Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100085, *China*
3 *College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing* 100871, *China*

Abstract: The environment in mountainous areas is sensitive to global change; recent changes in the mountain environment have had profound effects on terrestrial freshwater and biological resources. Recent studies on these changes have dramatically improved our understanding of landscape ecology in mountainous areas. We analyzed publications on landscape ecology in mountainous areas from 2000 onwards, reviewed the main advances and new findings, and addressed key topics for future studies. These key findings and topics include mechanisms of vertical distributions of the vegetation belt, landscape ecosystem functioning and its driving factors, and changes in ecosystem structures and patterns in response to global change. We also propose six key areas of focus for future studies: 1) an integrated network for monitoring the global mountain environment; 2) spatial and temporal patterns of mountain landscape ecology at multiple scales and the mechanism of its formation; 3) mechanisms of tree-line formation and tree-line dynamics studied using landscape ecology methods; 4) observations and simulations of ecosystem productivity and biodiversity in response to global change; 5) changes in the coupling of carbon and water cycles as a result of global change, 6) theory and modeling of mountain

基金项目:国家自然科学基金(41601206, 31300416);中国科学院前沿科学重点部署项目(QYZDJ-SSW-DQC006)联合资助
收稿日期:2017-02-10;　　**修订日期**:2017-04-06
*通讯作者 Corresponding author.E-mail: wanggx@imde.ac.cn

altitudinal belt structure. We believe this review could facilitate studies on landscape ecology in mountainous areas and predictions of the response of mountainous areas to global change.

Key Words: mountain landscape ecology; ecological function in mountain landscape; ecological structure of mountain landscape; future research trend

全球范围内,山地占地球陆地面积24%,但提供了陆地70%以上的淡水资源(在干旱和半干旱区甚至高达90%以上)和绝大部分能源、矿产资源与生态系统服务功能,在人类社会生存与发展中具有重要作用[1]。山地因其具有较大的绝对高度和相对高差,不仅反映和浓缩了水平自然带的自然地理和生态学特征,而且其高度异质化的生境、相对较低的人类干扰强度,成为大量陆地生物物种的栖息地、避难所和新兴植物区系分化繁衍的摇篮,是地球上生物多样性最为丰富的陆地单元和全球生物多样性保护的重点区域[2-3]。山地对气候变化的敏感性仅次于极地,其中高山带对气候变化的响应几乎与北极地区相当,表现在同纬度山地增温幅度大于平原区,且随海拔升高,增温幅度增大[3-4]。受气候变化的影响,全球山地环境变化的生态效应、环境效应、资源效应和经济社会发展效应不断增强,山地环境的未来变化势必对区域乃至全球生态与环境安全和水资源持续利用产生广泛和深刻的影响。因此,自2000年,由三大环境计划IGBP、IHDP和GTOS联合发起"全球变化与山区"计划以来,山地环境变化及其影响研究受到日趋广泛的重视,已成为国际地球系统科学及全球变化研究中最活跃的领域之一。景观生态学作为生态学和地理学的交叉学科,自诞生之时,山地生态学问题就成为其关注的核心领域之一。

伴随全球变化研究的不断深入,山地景观生态学发表的相关文献也大幅增多。以Web of Science检索结果为例,2000—2015年间发文数量超过28800篇,其中山地景观生态学发表的文献数量为3150篇。如图1a所示,美国和中国是全球山地生态学研究的两大核心国家,文献数量占总数的63%以上,是名副其实的山地生态学研究大国。在山地景观生态学研究方面,美国一枝独秀,独占文献数量的一半;其次是中国,占文献总数的12%左右。然后依次是德国、加拿大、西班牙、意大利以及瑞士等国家,山地在这些国家的环境与发展中扮演十分重要的角色。从图1b来看,自2000年以来,山地生态学研究热度持续走高,发文数量直线增长,平均年增长率达到将近30%。景观生态学领域的发展态势与之相近,所不同的是15a的发展过程呈现三阶段式,在2005—2009年间出现较大波动,2009年以前,年均增长率为21%,自2009年以来,山地景观生态学领域的研究文献的年发表量持续增长,年均递增率为15%左右。

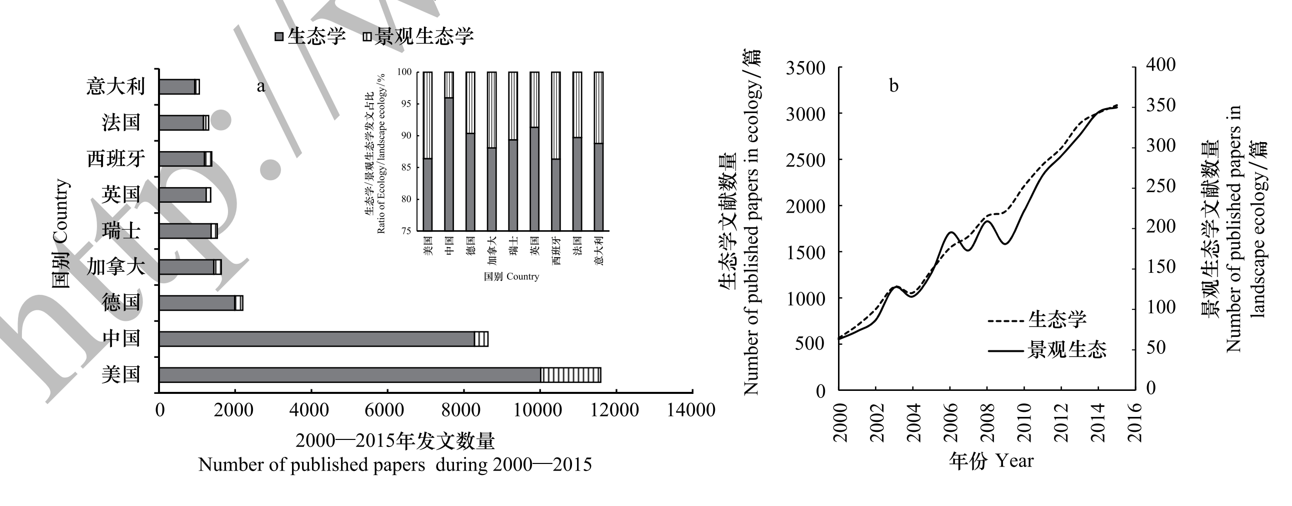


图1 山地生态学和山地景观生态学研究现状与发展态势的文献计量比较

Fig.1 References of mountain ecology and mountain landscape ecology from web of science

山地生态学和山地景观生态学文献计量特征具有较大相似性,但二者关注的重点学科领域存在一定差

异。在山地景观生态学中,研究主题突出环境生态学、生物多样性保护、森林学、植物学和动物学是位列前 5 位的主要研究领域,而在山地生态学位列前 5 的主要学科领域是研究主题涉及环境生态学、气象与大气科学(比如气候变化影响与反馈、气候变化驱动等)、生物多样性保护、森林学、植物学和地学(如地形地貌以及岩土因素作用、水循环、地球化学循环与驱动等)等。在山地生态学中,山地环境中至关重要的水循环和生物地球化学循环方向的发文数量分别占 15.5%和 13.4%,相比在山地景观生态学中,仅分别占 5%和不足 2%。这种差异充分体现了全球变化生态学迅猛发展下的山地生态学突出关注了山区独具特色的生物圈、岩石圈和大气圈等圈层间的密切作用及其反馈效应,山地景观生态学则更多地延续了其对于生态格局与过程研究的核心主题。梳理山地景观生态学主要学科研究方向,2000 年以来,文献分布主要集中于以下几方面:山地垂直带谱分布模式与形成机制,山地垂直带谱生物生产力、生物多样性分布格局与变化,山地水循环与碳循环变化与影响以及林线动态与机制等。为此,本文针对以上主要科学问题,总结现阶段重要的研究进展,提出未来发展的主要研究方向和挑战性前沿科学问题,旨在推动我国景观生态学在山地区域的理论探索与实践应用方面的发展。

1 山地垂直带谱的分布模式与形成机制

随海拔增高,山地气候、植被、土壤及整个自然地理综合体都发生明显垂直分异,自下而上形成多种有相互联系的气候带、植被带以及土壤带,特别是具有一定排列顺序和结构的、以植被为主要标志的垂直自然带,这就是山地特有的垂直生态景观结构。长期以来,山地景观垂直分异规律、植被带谱界线分布模式及其控制因子与形成机理等一直是吸引众多科学家探索的热点问题[5-8]。近年来,山地景观垂直分异规律及其变化在生物多样性、生态系统服务、植被恢复和重建等方面的影响与作用也逐渐成为广泛关注的山地生态学问题[9-11]。

20 世纪 60 年代以来,我国学者开始注重研究垂直带与水平带的关系,概括出中国湿润森林地区和干旱草原荒漠地区 2 种垂直带区域变化模式[12],并对垂直带空间分布规律、模式和结构进行了探讨[13],开展了“山地气候垂直带”和“山地植被垂直带”等不同概念及其相互关系的研究[14]。郑度进行了垂直带空间规律的图形组合与归纳,对区域垂直带的分布及空间关系有了更直观的认识[15]。从 20 世纪 80 年代开始,基于区域列举的进一步发展,开展了大量有关山地垂直带的结构分类研究,主要尝试从带谱的功能、结构方面进行划分和归纳,包括欧亚大陆温带山地垂直带的结构分类[13]以及中国山地垂直带的 2 个体系、7 个结构类型组、18 个结构类型[16]。对于青藏高原垂直带的结构分类,不同学者提出了不同的划分方案,代表性如郑度提出 2 个体系、9 个结构类型组[15];郑远长则提出了青藏高原垂直带的 2 个系统、12 个结构类型组、19 个结构类型的划分方案[17]。郑远昌等将横断山区自然垂直带的基本类型归纳为热带湿润型、南亚热带湿润型、南亚热带干湿交替型、中亚热带干湿交替型等 9 种类型[18]。在横断山区,发现山地垂直带分布格局存在显著的纬度、经度方向上以及东西坡的坡向变化的“三维”分异规律。上述分类的共同特点是先分为大陆性和季风性 2 个体系,再根据湿润程度分出结构类型组,最后以基带划分结构类型。伴随对山地垂直带结构与分布格局认识的不断增加,山地垂直带的空间表达逐渐从一种类型(单个山体)到多个类型组合,再到整个山体的连续表达,并开始根据基带、优势带、特征带、垂直带组合垂直带谱进行结构分类。张百平等[19]综合前人的研究,将整个中国大陆范围确定为 31 个水平自然带(基带)、32 个山地垂直带,建立了统一的垂直带体系,归纳出垂直带的 3 个层次、5 种生态类型,将垂直带根据地域关系及带谱变化的幅度区分出 7 种类型,并开发了中国山地垂直带信息系统[20-21]。山地垂直带谱是一个表征山地地表特性空间分布规律性的概念,主要反映植被顶级群落的空间格局状态。但长期以来对于生物带谱分布的分带性存在两种观点,一种认为生物区系组成随海拔高度呈连续分布,与这一观点相关的理论是单元理论或者称之为个体理论以及群落连续体的概念。另一观点认为山地植被多由相对狭窄边界(关键海拔高度位)分割为带状,生物区系和群落结构随海拔并不成连续分布[22]。同时,即便是不连续分布,也存在如何界定两种带谱的准确界线与地理位置,如何定义过渡带带谱性

质等等,一直是存在争议的问题。现阶段的挑战还在于由于长期受人类活动的影响,现有山地景观变得破碎和不连续,无法对其进行合理验证。

现代信息技术的发展使遥感影像和高分辨率地形图的获取越来越方便,据此进行景观信息的识别和格局分析得到较大发展,促使大范围获取山地垂直模式的数字表达成为可能,推动了基于统计分析手段归纳山地垂直带的一般性数学模式的研究。通过对不同区域山地垂直带信息的综合分析,利用不同幂次的曲线拟合获取了垂直带的上下线,据此提出了山地垂直带的二次曲线学说[23]。姚永慧等发现在横断山区主要的垂直带界线如林线、暗针叶林带、雪线等的纬度和经度地带性分布规律和分布模式都相似,纬向上呈开口向下的二次曲线分布模式,经向上呈开口向上的二次曲线分布模式,两者共同形成“双曲抛物面”分布模式,也印证了二次曲线学说在横断山区的适用性[24]。目前山地垂直带分布模式研究需要解决两方面的挑战问题:一是以往研究缺乏坡向对垂直带影响的定量分析,如何将坡向效应统一到由径向和纬向划分的带谱模式中是今后精确刻画山地带谱数学模式的难题;二是不同山区表现的二次曲线模式的走向不尽相同,曲线中心地带有些是向上的,但有些是向下的(如横断山区),如何从机理上阐释二次曲线模式的形成及其可能的空间分异性,是未来重点需要突破的方向。

山地垂直带的形成机理探索,以植被带谱的空间分异格局为重点,早在 20 世纪 70 年代就开始有关形成与变化的驱动因素与作用机理的研究。20 世纪 70 年代由于地理学计量科学的发展,人们开始关注垂直带空间分布与水热条件之间的定量关系[25],并在一些地区尝试探索植被带分布与水热因子的定量关系[26]。Hamilton 和 Perrott 对 Mt.Elgon 森林垂直带谱的成因进行了分析,认为温度和植物竞争造成垂直梯度上的植被变化[27]。近年来,大量研究发现山地具有显著的地形环境和生态效应,如面积膨胀效应(area-inflation effect)和山体效应(mass elevation effect)等,如大面积山体地表吸收太阳辐射所产生的热量效应导致其表面温度显著高于同一纬度和海拔的自由大气温度,这种山体效应使得高大山体的植被带分布海拔显著高于相同纬度较低、小山体上相同植被带分布的海拔高度,这一现象在高山树线海拔的全球分布格局中尤为突出[28-29]。针对山体效应的定量描述及其在解释山地生态带谱空间变化方面的应用,张百平等[29]提出用山内基面高度、山体内外同海拔温差、山体内外同类垂直带界线高差来衡量山体效应的大小,并认为山内基面高度是最为稳定而明确的指标。越来越多的观点认为山地垂直带谱是多种非生物环境因素和生物因素复合作用的结果,其中非生物环境因素以气候因素(如温度、水分、辐射、风速等)、土壤质地和地形条件与岩石状况等为主,生物因素有物种竞争、土壤微生物等。这些因素不仅决定植被带谱的基本类型、结构与分布,也影响垂直梯度上物种多样性特征[30]和景观多样性特征[31]。

由于不同地区的控制性因子及其调控特性导致相应的植被变化模式并不相同,气候对土壤质地、地形对气候因子的互馈影响也存在差异,因此,纬度、大陆、岛屿及广泛的大气环流模式的影响,不同山脉之间的环境因子海拔梯度上的变化以及干扰机制的变化,都会造成垂直带谱呈现不同的特征。一方面,Hemp 提出海拔、温度、以及土壤 pH 值等因素是影响植被带谱分布的主要直接因子,降雨仅对地带性的附属植物影响显著[8]。Pendy 和 Proctor 同样认为温度主导山地森林结构和物种组成,其次是土壤酸度和营养限制[32]。沈泽昊等[33]在研究贡嘎山东坡植被垂直带谱的物种多样性格局时,认为从河谷干旱灌草丛到山地针阔混交林的生物多样性结构变化主要反映了水分梯度的影响,而从山地针阔混交林到高山草甸,多样性结构变化的主导因子是气温;同时气候的垂直梯度和生境的局部异质性可以解释 76.83%物种多样性格局及其变异,其中寒冷指数的作用较为突出。呼应这一观点的另一个证据就是山体效应理论(强调山体内部热力学效应导致的温度内外差)对于林线以及高海拔生态带谱空间变异的解释[28-29]。另一方面,也有研究认为气候和植物物种的适应性选择决定了植被带谱的空间分布规律,以青藏高原东南缘亚高山带森林植被为例,冷杉属是适应于冷湿的环境条件,对水分要求较高,因而其垂直分布较大多数云杉属的树种高,并往往形成暗针叶林带上半部的主要建群种。在我国云杉属分布区与冷杉属分布区基本相同,但云杉属比冷杉属更耐干旱,因而云杉属的分布较冷杉属广,对水分条件的适应性较强,能在半湿润的地区与灌丛草原相嵌分布,分布海拔最高[34]。现阶段迫切需

要解决的问题不仅是驱动因素与作用机理尚未有普适性的认识,而且在基于机理的定量化模式研究方面尚未取得突破性进展,极大地限制了山地生态模型、陆面过程模型等的发展。

2　山地景观生态功能的分布格局与驱动因素

2.1　生物多样性

对于木本植物来说, 物种多样性随海拔升高而降低的负相关关系较为普遍地存在于不同的生态系统,包括热带、温带和寒温带山地森林植被带[27,35-36]。单峰分布是木本植物多样性沿海拔梯度分布的另一种比较常见的格局,同样在全球不同山地气候带均有发现单峰格局,物种多样性在中海拔达到最高的单峰格局,被认为是由于降水在中海拔达到最大所引起[37-39],也有人认为这种格局可能与低海拔地区受人为干扰较强,而高海拔山地的面积较小等因素有关[2]。由于影响草本植物分布的因素较多,草本植物多样性随海拔变化的关系比较复杂,即便同是温带山地,草本植物物种多样性与海拔呈显著的正相关关系与负相关关系都有发现[40],认为草本植物的物种丰富度主要受乔木层郁闭度的影响,而与海拔的关系不明显[2]。另外,由于不同科属的物种,其分布区的主要控制因子可能不同,其物种多样性的垂直分布格局也有所不同,与湿度有关的物种会随海拔升高的降水增大而增加,而那些对温度更加敏感的物种则因高海拔低温限制而递减,因此,不同区系成分的物种多样性沿海拔梯度呈现不同的分布格局;同时,山地海拔分异对物种丰富度格局的影响次于坡向效应[31,33]。环境参数沿海拔梯度分布的格局不一致, 导致物种多样性沿海拔梯度的分布格局存在较大差异也表现在坡向效应方面,不同坡向的生境条件(水分、热量、光照条件等)不同,导致植物物种多样性的垂直梯带分布规律随着坡向而变化[41-42];唐志尧和方精云[43-44]总结全球山地生物多样性分布格局的基本规律,认为生物多样性的分布格局与尺度有密切的关系,在不同尺度上, 控制生物多样性格局的环境因子有很大差异。这些尺度既包括了环境梯度尺度,同时也包括了分类层次的尺度。对不同生活型的物种来说,多样性沿海拔梯度呈现相似的分布格局,即在一般情况下,β 多样性随着海拔的升高而降低;γ 多样性沿海拔梯度呈现两种较为普遍的分布格局,即偏峰分布格局和线性递减的负相关格局,并发现区域地形与季风气候相互作用的格局对植物多样性分布的显著影响[45]。另外,随着海拔的升高, 特有物种数不断减少, 而特有度则随着海拔的升高而增加。

近 2 个世纪以来,有关决定生物多样性分布格局的主要因素一直是困扰生态学家的难题,对于山地垂直梯带的生物多样性分布格局而言,主要的理论假设有温度限制假说、水分限制假说、生产力假说、面积假说,空间几何学限制假说等[46-47]。上述进展或认识大都是基于个别类群尺度上对于山地环境梯带的物种多样性分布格局研究,因而温度假说、水分限制假说以及面积或几何学假说都有其成立的事实依据。由于缺乏跨类群(甚至区系)的生物多样性沿山地垂直环境梯带的分布格局的研究,阻碍了大尺度上控制物种多样性梯度分布格局的因素及其作用机理的认识[48-49]。在单一物种类群尺度上,上述结果反映出响应环境梯带的物种多样性分布格局十分复杂,不同类群或区系有不同的适应性分布规律。但是,近年来,一些跨类群多样性分布研究结果表明,温度是综合动植物物种丰富度空间分异最主要的限制因子。并认为类群涵盖程度对于确定物种多样性沿山地垂直环境梯带分布格局及其控制因素具有较大影响[49]。

2.2　水循环与水源涵养

山地的淡水资源供给是山地景观生态的重要功能,因而其水循环和水源涵养一直是备受关注的核心科学问题之一。归纳已有的研究进展,主要以山区降水的梯带分布格局、蒸散发时空变化、径流形成与时空分异规律等为重点,围绕山区气候变化和土地利用与覆盖变化对径流的影响、不同生态分带对径流的作用以及水碳耦合过程的水文效应等方面开展了一些研究,取得的进展可大致归纳为以下几方面:

(1)山地降水分布格局　这是一个长期争议且始终没有统一认识的问题,降水量以及与此有关的水分有效性如何沿海拔高程变化,是最为令人困惑的山地环境组分。Körner 在前人工作基础上,总结了全球山地降水垂直梯带分布格局的基本模式[50]:在赤道附近(0—10°),降水量随海拔高度增加而递减;在亚热带(10°—

30°)地区,一般是山地中部存在降水高峰带,呈单峰分布格局;在亚热带到温带的过渡带(暖温带,30°—40°),在有观测数据支持的3500 m海拔范围内,降水量随海拔高度增加呈现小幅度递增趋势;在温带(40°—60°),降水量随高度显著递增,总体呈抛物线形变化,高海拔地带降水量随高程的递增率逐渐变小。在寒带或极地(格陵兰),降水量随海拔高度增加递减,递减率小于赤道附近地区。由于不同地区大气输送水汽环流不同,如季风区与非季风区存在显著差异,局部地形条件对水汽的作用不同,因此降水的山地带谱分布格局具有明显的局域性,不同地区的山地可能具有其独特的降水分布格局。

(2)山地陆面蒸散发的垂直梯带分布格局　山地陆面蒸散发总体上表现出大致相似的个垂直分布模式,如图2所示,随海拔增加陆面蒸散发ET增大,在某个高度(与植被覆盖和气温分布格局密切相关)达到最大值,然后随海拔升高而减少。Goulden等人在美国内华达山脉南部发现,ET从海拔405 m处到2015 m处线性递增,2015 m的生物量和植物固碳量均最大,ET也达到最大值。受降水量影响,海拔405 m处蒸散发较海拔1160 m处低35%;受温度影响,海拔2700 m处蒸散发较海拔2015 m处低40%[51]。ET随海拔高度的分布格局也同样存在于相同植被类型的同一带谱中,Sun等人在川西暗针叶林带海拔1300 m范围内的研究发现,从该带谱下限处ET最大,随海拔升高而逐渐递减(图2),这就是温度作用的结果。但这个一般型模式存在季节转换,在冬春季节,受温度影响,低海拔ET高于高海拔,这时ET的垂直带谱分布与上述分布格局刚好相反[52]。

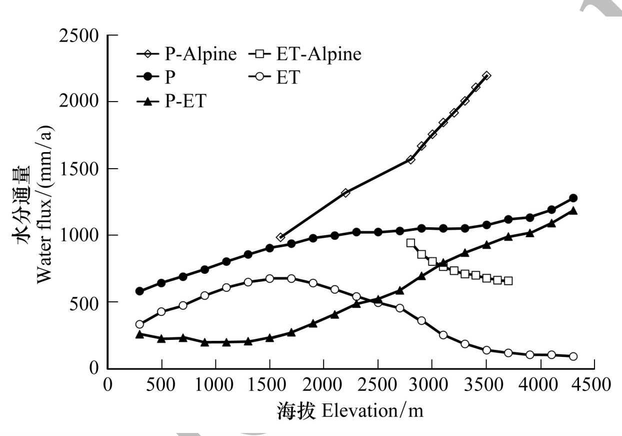


图2　水循环各分量沿海拔高程的分布格局

Fig.2　Spatial pattern of multi-factors of water cycle along the elevation gradient 据文献[51-52]改绘,图中圆形和三角形点线为美国内华达山研究结果,菱形和正方形点线(Alpine)为中国川西贡嘎山研究结果。P:降水量,Precipitation;ET:蒸散发量,Evapotranspiration;P-ET:径流量,Runoff

(3)径流涵养能力(产流量)的分布格局　产流量与不同海拔带谱的降水量与蒸散发量紧密关联,因此也具有显著的垂直分布格局。全球不同山地的研究表明,山地产流能力的垂直分布具有较大的相似性,一般随海拔增加而增加。如图2所示,无论是观测结果还是依据降水与蒸散发的差值估算结果,在中部某一高度以上,产流量以更大递增率直线增加。Hunsaker等人在美国内华达山的研究表明,在海拔1800—2400 m的范围内,海拔每增加300 m,径流系数大致递增0.1;丰枯水年差异较大,且与植被指数的海拔梯度变化有关[53]。Reinfelds等人在澳大利亚雪山的研究发现,不同海拔产流量与流域平均海拔高度具有密切关系,尤其在超过1850 m后,产流量急剧增加,伴随温度递减,与温度递减率之间的比值大约为每降低1℃,径流量递增17%[54]。

山区的水循环不仅受制于气候条件,也与植被组成与分布格局关系密切,因此,对山区水循环过程的理解和定量刻画一直是水文科学领域最具挑战性的前沿问题,其中最具挑战性的难点就在于山区流域尺度上准确认知复杂的生态水循环过程。客观揭示山区水文过程与气候要素、植被的相互作用机制与演变趋势,深入理解水文过程的生态异质性尺度效应,从而系统揭示在不同气候条件下山地垂直梯度的生态水文响应规律,准确认识山地不同植被带谱水循环格局及其与气候要素和植被生态特性的关系,不仅是解决山地水文过程高度异质性和尺度效应的重要手段,也是提高水文模型对流域水文过程识别能力的有效途径。

2.3　景观生态生产力与碳循环

山地环境梯度的短距离变化提供了认知气候变化如何塑造生态系统的基本作用机制的有利条件,对系统认识和正确理解生态系统生产力与固碳能力等对气候变化的响应以及预测未来气候变化的潜在影响提供了绝佳场所。已有大量研究表明,对于没有或较少受人类活动干扰的山地,尽管存在植被生产力随海拔升高的

正相关关系的案列,但大多数结果倾向于支持生物生产力与海拔梯度呈负相关和单峰曲线关系的结论[51,55]。如我国典型川西贡嘎山地区森林生物量和净初级生产量与海拔高度呈负相关、岷江干旱河谷的灌丛地上生物量明显地随海拔的升高而减小等;在青藏高原腹地的青海 6 个海拔梯度高寒草甸植物群落的地上生物量调查,结果也是随着海拔的升高而逐渐减少[55-56]。但是,如果遇到山地下部带谱存在较大人类活动干扰,比如农耕或其他土地利用变化等,将可能出现单峰曲线情形,如我国西藏色季拉山(低海拔强度砍伐与人工恢复)、汉江流域(低海拔耕地扩张)等地的研究结果[55,57]。一般而言,植被生产力 GPP 与蒸散发 ET 的垂直带谱分布格局具有高度相似性,受植被水碳耦合关系的影响,未受或较少受人类活动干扰的山地,其综合多种植被带谱的 GPP 分布格局与图 2 中 ET 的格局相一致,也就是典型的单峰曲线形式。如在我国川西贡嘎山从海拔 1600 m 到 4200 m 的梯带上,以及美国内华达山海拔 405 m 到 2700 m 的梯带上,植被生产力均呈现单峰格局,其形成机理也相似,低海拔带谱 GPP 受到夏季较为显著的水分限制,在高海拔地带(内华达山在 2700 m 以上,在贡嘎山区在海拔 3200 m 以上)则受到明显的冬季温度限制,因而出现生产力下降态势[58]。山地森林群落的物种丰富度、平均树高、树木密度等都显示了与气候梯度相关的变化趋势,但群落生物量却缺少与任何环境因子显著相关的趋势性变化[59]。

在生态系统尺度上的净碳交换 GEE 的垂直带谱空间分布格局与 ET 和 GPP 十分相似,不同之处表现在两方面:一是季节间差异较大,具有最大 ET 海拔高度的 GEE 几乎在全年均是最大的,即便是冬季也一般高于其他带谱;二是存在 GEE 正负转换的临界海拔高度,在某一海拔高度带谱以上,冬季的 GEE 转化为负值;如美国内华达山海拔 2700 m 海拔带[51]。在同一植被带内,碳循环过程也存在显著的梯带分异性。以青藏高原东南缘最典型的冷杉林为例,发现其现存生物量和 C 库具有显著的随海拔增高而呈现抛物线型递减趋势;随海拔高度增加,地下生物量和 C 库显著增加;随气温和降水量增加,生物量和 C 库分配趋于向地上转移,不同于温带针叶林,西南山地冷杉树木不同组分 C 浓度随生物量增加而增大[60];随海拔升高,自养呼吸和异养呼吸速率逐渐降低,其中自养呼吸的变率要高于异养呼吸[52]。Lu 等人利用模型模拟研究发现西南山地较低海拔常绿阔叶林 GPP、NPP 及 NEP 均高于海拔 3000 m 冷杉林,冷杉林土壤 CO_2释放高于常绿阔叶林,峨眉冷杉林 N 循环系数为 0.51,远低于常绿阔叶林 N 循环系数 0.91[61]。

上述进展均是基于典型山地的案例研究结果,尚缺乏全球性普适性规律的认识,同时,对于山地不同垂直带谱结构的生产力和碳库格局形成机理,尚缺乏系统研究。如何准确确定山地不同带谱生态系统 CO_2固持及其随海拔高度、降水以及气温的季节和年际分异规律,以及如何判识全球变化下山地不同生态带谱碳循环过程与分布格局的影响,是全球变化、生态系统碳循环最具挑战的前沿问题,其重要性在于该问题的解决将有助于明确未来气候变化和山地不同带谱生态管理对山区景观生态固碳能力的影响,并据此提出山区应对气候变化的生态系统碳汇能力的生态保育措施。

3　山地景观生态结构与格局对全球变化的响应

3.1　高山林线响应气候变化动态与机制

3.1.1　林线动态研究方法进展

高山林线作为森林分布上限,是山地垂直景观中最为脆弱和敏感的地带,因此林线景观历来受到生态学家和地理学家的重视,成为全球变化生态学研究的重点内容和理想区域[62]。传统的高山林线研究方法主要是根据经典生态学的野外调查方法,进行林线附近植物群落和区系组成的描述。随着树木年轮技术的日益完善,利用树木年轮宽度和定年技术,研究林线附近树木径向生长响应气候变化,同时结合样方调查,开展林线树种历史时期种群更新动态、林线位置迁移等研究[63]。另外,随着古植物学和孢粉学研究的发展,孢粉分析方法被用于从更长时间尺度上揭示林线物种的动态变化,为林线物种组成的预测提供基础资料。除此之外,稳定同位素技术在高山林线生理生态方面的研究中也已得到了很好的应用。林线系统的异质性明显,或同质与异质相互交错,景观的空间结构与过程关系密切,所以,近年来引入了景观生态学的一些方法,如景观格局

分析、空间分析和空间统计学的应用等[33,64]。随着3S技术的发展,根据不同时期影像资料,从较大空间尺度上判别林线的生态过程和景观格局时空分布,将能够深入了解可能控制树线形成的生理生态过程与植被格局之间的反馈作用[65]。模型研究方法在高山林线与气候变化关系研究中也得到大量的应用。模型在该领域的研究中主要侧重于对林线物种组成和林线位置的模拟和预测上[66]。

3.1.2 气候变化对林线结构影响

气候变化对于林线结构的影响主要体现在3个方面,分别是影响林线位置的迁移、林线树种密度变化和林线树种树木生长。林线位置变化作为林线响应气候变化的重要指标,在全球变暖背景下,理论上林线位置将向高海拔迁移。祁连山地区的祁连圆柏林线自小冰期以来向高海拔爬升[67]。然而其他研究结果发现,高山林线位置并未随温度升高而向高海拔迁移。冉飞等在贡嘎山雅家梗调查阴坡和阳坡6个样方的结果表明,过去100多年期间,峨眉冷杉林线的位置基本保持稳定[68]。藏东南色季拉山的研究发现,即使在过去的200多年期间,林线位置也没有显著迁移[63]。一项关于全球林线位置响应气候变化的综述表明,过去100年以来,林线位置基本保持不变的样点占到总数的47%[69]。这说明林线位置与温度升高并不是简单的线性关系,可能受到多种气候环境要素综合作用的影响,也可能会滞后于气候变暖。

相比于林线位置的变化,林线树种种群密度响应气候变暖更为快速,也更为敏感。美国科罗拉多州高山林线的研究结果表明,林线种群密度在气候变暖的背景下有明显增加趋势[70]。对于欧洲比利牛斯山林线的研究也显示,20世纪的温度升高促使林线树种种群密度增加[71]。贡嘎山雅家梗和藏东南色季拉山林线种群密度变化与气候变暖较为一致,自1950年以来,种群密度持续增加[63,68]。目前的研究结果证明林线种群密度增加这一现象在高山林线研究中最为普遍。气候变化对于树木生长的影响分为高生长和径向生长。相比于高生长,径向生长用树轮宽度表示更为准确,这方面研究结果也最为丰富。美国西部高山林线树种刺果松最近50年树轮宽度的平均值为过去3700年以来最宽的一个时段[72]。青藏高原东北部林线树种祁连圆柏自1950年以来也表现出径向生长增加的现象[73]。但是低温并不是限制林线树种径向生长的唯一气候因子,在干旱半干旱地区,水分限制也会成为影响树木径向生长的重要环境因素[74]。

3.1.3 高山林线形成机制

高山林线的研究一直以来想要解决的问题是全球高山林线形成的机制,而不同的科学家根据自己的研究区域和发现,提出了多种多样的林线形成假说,综合起来归纳为5类:①温度限制假说:该假说试图从温度影响植物的光合作用等生理因素方面解释林线形成。早期的研究工作认为林线位置与北半球7月10℃等温线显著相关[5];然而,在全球尺度上,这一温度值介于6—13℃之间[75]。在中国,王襄平等认为限制林线高度的温度是生长季节温度达到8.2℃[76]。除了空气温度之外,土壤温度和根系温度对于林线形成可能更为重要。有研究指出,生长季节平均土壤(10 cm)温度(6.7±0.8)℃可能是全球林线分布的重要控制因子[77]。虽然目前对根际温度研究甚少,但这有可能是林线形成关键所在。②碳平衡失调假说:该假说认为林线处碳水化合物无法满足树木生长的呼吸消耗,导致林线树木碳平衡失调。高海拔地区低温、大气CO_2分压较低,同时叶氮含量也较低,从而导致光和速率不断降低,限制碳水化合物形成[78]。青藏高原东南部冬季高海拔地区非结构性碳水化合物(NSC)要低于低海拔地区,证明冬季林线碳受限[79]。然而也有研究结果表明并不存在由于光合作用导致碳获得受限,因而更可能发生的情况是碳投资的受限[80]。③生长受限假说:同一座山高海拔地区树木径向生长一般都低于低海拔地区,是生长受限假说的直接证据。Körner认为林线处低温限制树木组织的形成,根系的活动等,从而限制树木生长[5]。喜玛拉雅山东部,不同海拔梯度NSC的结果表明,林线处NSC与低海拔地区NSC并无显著降低现象,表明低温是限制树木生长的直接证据[81]。④干扰假说:风、火灾、冰冻、雪崩和降雪等引起的直接机械伤害以及真菌、病原体、动物啃食践踏和人为干扰等对树木产生抑制作用抵消甚至高于每年的生长量[82]。海拔越高,多风情形剧增,引发霜旱、因冰雪和沙粒碎屑引起的磨损,从而限制树木向更高海拔迁移,形成稳定的林线[62]。⑤繁殖更新障碍假说:Smith等提出了幼苗定居假说,即幼苗的繁殖更新过程,而不是成熟树木的生长,限制了林线的整体上移[83]。这种中尺度上树木之间的正反馈机制在很

多地方已经得到了证明[84],认为有关树线上移的模式判断必须基于树木个体与整个树线格局相互作用的研究。目前的研究表明,在树线生态交错带的中下部都发现有幼苗的迅速增加,然而在林线分布上限,繁殖成功的幼苗却很少[63]。这与广泛报道的气候变暖并未引起林线位置向上迁移相一致[68]。除了上述主要的假说之外,还包括降水限制假说,物种竞争,环境胁迫等影响林线形成的因素[74,85],这些影响因子在区域尺度上可能会对林线形成具有重要作用,但无法解释全球高山林线的形成机制。

3.2 景观生态结构与物种多样性变化

在全球变化下,有越来越多的观测事实反映出过去 50 年来高山植被带生物物种数呈现显著增加趋势,从而导致植被结构发生变化[86]。Krishnaswamy 等人综合分析泛热带 47 座山地 1982—2006 年间植被 NDVI 指数变化特征,发现海拔越高植被绿度增加幅度越大,且随时间持续增大,与之相反,低海拔的植被退化(褐色度)逐渐增强;气温升高和由此产生的水分胁迫是产生植被覆盖变化的带谱差异格局的主要原因[87]。Grabherr 等人[88]通过对比瑞士、奥地利和意大利等地高山带谱 25 个样地 1835 年的物种记录、1958 年前后的部分调查数据以及这些样地在 1992—1993 年的再调查结果,发现其中 18 个样地的物种丰富度增加,其他 7 个样地物种数没有变化或略有减少,在没有增加的部分样地中植物群落数在增加,且在近 10 年气温急剧升高下物种丰富度递增速率加快[89]。伴随气温升高和多年冻土下限上升, 意大利北部 Alps 高山植被带(海拔 2800—3200 m)物种丰富度增加最大,物种丰富度增加与物种在带谱间的迁移同步,有 52 种植物在过去 50 年间向上迁移了 30—430 m, 平均迁移速率达到 24 m/10a[90]。Lenoir 等人通过对比分析西欧 0—2600m 海拔梯带上 171 个森林植被代表性物种的垂直带分布变化,发现存在十分显著的物种向上迁移的现象[91],这些物种平均上移速率达到 29.4 m/10a,甚至高于之前 Walther 等人发现林线以上高山物种平均向上迁移速率 27.8 m/10a[89]。Song 等人在我国天目山针对毛竹的分布格局研究,也发现在 2000—2010 年间毛竹群落分布重心上移了 9.8 m,并认为是气温而非降水变化是主要的驱动因素,这种迁移的后果还导致高海拔区域物种多样性降低[92]。

气候变化驱动的山地物种的剧烈迁移,直接导致高山和亚高山带物种多样性和群落结构发生显著变化。Erschbamer 等人在意大利 Apls 南部调查表明,仅 2001 到 2006 年的 5 年间,高山带上缘和亚冰雪带物种多样性分别增加了 10% 和 9%[93],而在林线带和高山带下缘则小幅度增加了 1% 和 3%。虽然高山和亚高山带物种向上迁移似乎具有普遍性,但是,气候变暖导致高山带植被物种多样性趋于增加并不是所有群落都具有的共性。Pauli 等人通过对欧洲 17 个山区的 66 个高山带(山顶)长期观测样地 2001—2008 年间维管束植物物种分布变化分析,物种显著增加的有 45 个高山带样地,11 个样地没有变化,另有 10 个样地出现减少,总体物种丰富度增加了大致 8%[94]。但是,生物群系间的差异十分显著,亚北极和温带气候带高山样地绝大部分山地物种丰富度增加,相反,地中海气候带山地绝大部分高山带样地的维管束植物物种丰富度减少。同样,Gritsch 等人通过对 Alps 东北部相邻 4 个山区亚高山和高山带观测样地 1990s 和 2013 年调查对比,发现即便是亚北极和温带气候带高山区,不同植物群落的物种多样性和丰富度变化存在较大差异,在对比观测的 3 种群落类型中,两种的物种数增加,而另一种减少[95];同时,两种群落的 α 多样性和 γ 多样性没有明显变化,但 β 多样性显著增加。形成上述高山带和亚高山带植被群落结构和物种多样性差异性变化的驱动因素和机理,尚没有统一认识,气温、水分变化、生物适应性策略或其他微地形条件的影响等都可能是潜在原因,如何准确辨识主导因素与作用机制,是未来亟待解决的问题[94-95]。

3.3 生境变化与带谱迁移

气候变化对山地景观生态重要组成要素生境的影响,是导致上述林线格局和生物多样性变化的原因之一。物种生存条件的不适宜驱动物种寻求适宜生境是导致山地不同景观带谱物种迁移的主要驱动力。因此,山地不同景观生态类型区域生境条件变化一直是关注的焦点。Dirnböck 等人利用模型模拟研究发现,在林线以上区域,未来即便是 1.8℃的升温幅度,气候变化引起的林线向上扩张,将导致奥地利 Apls 林线以上亚高山带大约 77%的物种丧失其适宜生境,包括 32%的维管束植物物种[96]。Engler 等人则以整个欧洲具有长期观

测样地的山脉中 2632 种代表性物种为对象,模拟研究认为在未来升温 1.8℃时,有 36%—55%的高寒物种、31%—51%的亚高山物种以及 19%—46%的山地森林物种会丧失其 80%的适宜性生境[97]。

近年来,借助较长时间跨度样带调查和基于遥感数据分析,在全球多个山地揭示出气候变暖驱动植被带谱迁移的现象。Kelly and Goulden 利用 1977 年 Zabriskie 等人在南加利福尼亚圣罗莎山脉沿海拔 244—2560 m 高程每隔 122 m 高度间距的植被样带调查数据,在 2006—2007 年间再度进行了复查,通过对比两期调查的不同带谱优势植被覆盖度变化,发现在跨度 2000 多米的海拔梯带上,不同带谱优势植被的覆盖度重心表现出同步的向上迁移态势,其中冷杉由 1977 年重心位于海拔 2421 m 升高到 2007 年的海拔 2518 m,松属带向上迁移了 28 m,原位于低海拔 317 m 的矮橡树(*Larrea tridentata*)常绿灌丛更是大幅度向上迁移了 142 m[98]。Breshears 等人总结已有成果,认为大部分情况下不同带谱优势物种的空间分布界线并没有明显变化,而是在原有空间范围内的同步向上倾斜[99]。但这种变化将强化植被带上缘的生长和新的植物定植率,并逐渐导致下部边界带植被退化甚至死亡。理论上,山地景观生态格局的垂直分布格局可以得出 3 种带谱迁移模式:带谱位置不变,但重心向上倾斜;带谱整体向上移动,下限植被死亡;带谱建群物种不能向上移动,但生境逐渐消失从而整体带谱消亡[99-100]。气候变化(气温升高、降水格局变化以及积雪减少等)、土壤酸化、氮沉降以及物种竞争等多种因素对上述带谱优势物种覆盖度(或生产力)重心迁移均有贡献,但现阶段既不能明确不同带谱植被具有决定影响的因素和作用机制,亦难以确定不同变化环境下不同植被带谱可能发生的迁移模式。

4 未来重点研究方向

4.1 区域或全球山地环境变化综合观测网络与方法

全球变化山地生态学领域中,近年来提出了涵盖多种气候与地理分带的山地环境变化对比观测研究,即"全球高山生态环境观测研究计划"(GLORIA),是针对气候变化对山地生态环境影响的监测评估问题而建立的一个国际性的研究网络。截止 2004 年,在欧洲完成了 40 多个联网观测山地,通过这些联网观测获得的山地环境变化,特别是高山和亚高山带景观生态格局与结构变化,成为陆地生态系统对全球气候变暖响应与适应的直接证据[94-95]。获取尽可能充分的实际观测数据,是准确认知山地生态系统对气候变化的响应与适应演化规律的基础,因此,科学家考虑在全球范围内开展系统观测高山生态系统变化的问题。截止 2014 年,GLORIA 计划在全球已完成建设的典型观测山地点有 88 个,正在建设和筹建中的典型山地点有 37 个,有兴趣加盟的典型山地点有 20 个,基本覆盖了全球大部分具有生物地理和生物气候特色的区域。尽管在现阶段文献报道中,我国在这一领域的专门文献不多,已经参与或筹建的我国山地生态长期观测研究台站网络的数量不多,也尚未形成对所有山地的系统监测。但随着全球气候持续影响山地生态系统,包括山地生态系统变化在内的全球山地环境变化监测网络体系将是未来一段时间需要给予高度关注和不断加强发展的方向。

4.2 山地多维景观生态格局变化、空间分异规律及其驱动机制

过去在山地垂直环境梯带方向的景观生态分布格局、响应气候变化规律及其形成机制等,有了相对系统观测研究,并取得较为系统的理论认知。未来需要在以下 3 个方面进一步深入开展探索:一是将景观生态学方法引入山地垂直带谱形成机理的探索和空间分布的定量描述,探索新的刻画带谱空间格局的方法,丰富和发展山地带谱空间模式二次曲线理论体系;二是将纬度、经度和垂直高度三维空间格局与坡向、以及局地地形与气候变异特征相结合,将非生物环境因素和生物学因素相结合,从系统和综合性出发,深入理解山地垂直带谱格局形成与变化的机理,从机理的系统认知出发,发展山地垂直带谱时空分布与动态变化的数值模式。虽然 Breshears 等人提出了山地垂直带谱响应变化环境的 3 种演变模式[99],但其实质上可视为理论假设,未来迫切需要从生境变化、生物与非生物因素相互作用和生物间竞争与共存机制出发,认识不同气候类型区或山地不同带谱对全球变化的响应与适应的演变趋势,准确把握不同山地不同带谱空间分布格局的可能动态变化模式,为山地景观生态管理和应对全球变化的生态保护对策制定提供关键科学依据。

4.3 整合多种方法的林线动态与机制研究

过去几十年内,高山林线结构和动态响应气候变化方面的研究取得了显著进展,提出了多种假说解释林

线形成的生理生态过程,然而每一种假说都无法解释全球林线形成的机制,未来的重要研究方向依然是探寻全球林线形成的普遍机制[5]。另外,气候变暖和大气 CO_2浓度升高背景下,理论上林线位置具有向高海拔迁移的趋势,然而国内外的大量研究却发现,林线位置在过去数百年内却并未出现明显波动[69]。虽然已有研究试图解释该种现象[85],但其生理生态机制仍然不清楚,未来还应该选择典型样点进行更为深入和细致的研究。随着模型和 3S 技术引入到林线研究工作中,同时结合景观生态学的方法,能够从更为宏观的尺度研究林线问题,因此新方法与传统林线研究方法的结合也是未来研究的重要方向。总而言之,高山林线研究还有很多问题需要解决,未来很长一段时间内,仍然是全球变化生态学和山地景观生态学研究的重点科学问题。

4.4　山地垂直带谱的生物生产力和物种多样性变化与模拟

无论是山地垂直带谱组成结构变化,还是空间分布格局变化,对于重要的景观生态生产力和生物多样性分布均将产生较大影响,实质上,生产力和生物量碳库的空间分布格局也是山地垂直带谱格局的重要组成部分。基于带谱优势建群物种群落结构变化、群落覆盖度和生产力空间重心位置转移、带谱界线位置变化等为主要内容的景观生态空间格局变化研究,仍将是未来广泛关注的重要科学问题。由于过去对于高山带景观生态分带(雪线植被带、灌草交错带以及林线或树线等)缺乏网络化对比观测,基于少量山地样点观测结果难以归纳一般性的变化理论体系,因此,未来需要重点解决以下几方面瓶颈式问题:一是在观测与分析方法上实现突破,如何准确掌握和评估不同景观生态带物种多样性、群落结构变化以及生产力分布重心的时空位移,需要集成遥感、地面观测和数值模型等多种方法。二是发展山地集成大环境梯带生态带谱的生物多样性与生产力关系模式,并明确生物生产力和多样性以及二者关系模式随环境梯带变化的主导因素。三是将山地带谱生境变化和生物生产力重心时空位移的定量模拟相结合,发展由山地环境垂直梯带变化驱动的基于机理的山地景观生态模型。

4.5　山地景观生态水、碳循环变化与影响

山地景观生态的水源涵养和碳汇功能是最为核心的山地景观生态服务所在,变化环境下山地景观生态水循环响应及其水文效应、碳循环变化与碳汇功能效应无疑是未来持续关注的科学问题。山地环境梯度的短距离上气温、降水以及其他气候要素的同步变化对系统认识和正确理解生态系统生产力、固碳能力以及水循环等对气候变化的响应以及预测未来气候变化的潜在影响提供了绝佳场所。系统识别较大环境梯带上景观生态生产力(NPP 或 GPP)和水循环要素之间密切互馈作用关系及其空间分异规律,发展可有效刻画这一关系及其时空变化过程的定量模式,利用山地垂直梯带气候因素和水分通量的变化反演生态系统的碳平衡状态及其时空动态,反之,可以通过生态系统碳平衡分析水循环与产流的变化。通过深入理解山地不同气候带谱生态系统碳-水耦合循环过程及其变化机制,可以有效解析全球变化背景下山地不同气候分带水循环变化和生态系统碳平衡动态变化,从而准确把握全球变化下山地水文响应过程及其流域或区域水资源效应,准确评估陆地生态系统碳平衡状态及其未来变化趋势。

4.6　山地垂直带谱结构理论与模式

在山地垂直带谱结构及其空间分布格局的山体效应和面积膨胀效应理论有了一定发展,在理解山地垂直结构形成的非地带性作用的规律和机理方面,有了新的认识途径和方法,但尚未在驱动因素、作用机理及其内在规律等方面形成普适性的理论体系,除了单一或最多三元统计模式外,在基于机理的定量化模式研究方面尚未取得突破性进展。然而,基于地学认知的山地垂直结构与空间分布格局形成与动态变化的理论与模式,在揭示植被带谱的空间分异规律、林线空间动态、山地植被带谱响应气候变化的额可能演变趋势等方面显示出了其特有的优越性,因此,未来基于遥感技术和其他地面数据获取技术的不断进步,有效利用多源数据融合方法,系统发展山地垂直带谱结构理论与动态的数字模拟模型,也将是山地景观生态学研究的一个重要方向。

参考文献(References):

[1]　FAO. The State of Food and Agriculture. Rome: FAO, 2000.

[2] 方精云. 探索中国山地植物多样性的分布规律. 生物多样性, 2004, 12(1): 1-4.
[3] Huber U M, Bugmann H K M, Reasoner M A. Global Change and Mountain Regions: An Overview of Current Knowledge. Netherlands: Springer, 2005.
[4] UNGA. Resolution A/RES/58/216 on sustainable development in mountain regions, adopted by the General Assembly. New York: United Nations Headquarters, 2004.
[5] Körner C. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. Oecologia, 1998, 115(4): 445-459.
[6] Leuschner C. Are high elevations in tropical mountains arid environments for plants?. Ecology, 2000, 81(5): 1425-1436.
[7] Wang G H, Zhou G S, Yang L M, Li Z Q. Distribution, species diversity and life-form spectra of plant communities along an altitudinal gradient in the northern slopes of Qilianshan Mountains, Gansu, China. Plant Ecology, 2003, 165(2): 169-181.
[8] Hemp A. Continuum or zonation? Altitudinal gradients in the forest vegetation of Mt. Kilimanjaro. Plant Ecology, 2006, 184(1): 27-42.
[9] Kitayama K, Aiba S I. Ecosystem structure and productivity of tropical rain forests along altitudinal gradients with contrasting soil phosphorus pools on Mount Kinabalu, Borneo. Journal of Ecology, 2002, 90(1): 37-51.
[10] Mihai B, Savulescu I, Sandric I. Change detection analysis (1986-2002) of vegetation cover in Romania: A study of alpine, subalpine, and forest landscapes in the Iezer mountains, Southern Carpathians. Mountain Research and Development, 2007, 27(3): 250-258.
[11] Sklenář P. Searching for altitudinal zonation: species distribution and vegetation composition in the superpáramo of Volcán Iliniza, Ecuador. Plant Ecology, 2006, 184(2): 337-350.
[12] 黄锡畴. 欧亚大陆温带山地垂直自然带结构类型 // 1960 年全国地理学术会议论文集. 北京: 科学出版社, 1962.
[13] 刘华训. 我国山地植被的垂直分布规律. 地理学报, 1981, 36(3): 267-279.
[14] 顾卫, 李宁. 中国温带半干旱、干旱区山地气候垂直带谱研究. 干旱区资源与环境, 1994, 8(3): 1-11.
[15] 郑度. 山地与高原综合自然区划问题的探讨. 地理集刊, 第 21 号. 北京: 科学出版社, 1989. 21-28.
[16] 彭补拙, 陈浮. 中国山地垂直自然带研究的进展. 地理科学, 1999, 19(4): 303-308.
[17] 郑远长. 青藏高原垂直自然带结构类型研究. 云南地理环境研究, 1997, 9(2): 43-52.
[18] 郑远昌, 高生淮, 柴宗新. 试论横断山地区自然垂直带. 山地研究, 1986, 4(1): 75-83.
[19] 张百平, 周成虎, 陈述彭. 中国山地垂直带信息图谱的探讨. 地理学报, 2003, 58(2): 163-171.
[20] Zhang B P, Wu H Z, Xiao F, Xu J, Zhu Y H. Integration of data on Chinese mountains into a digital altitudinal belt system. Mountain Research and Development, 2006, 26(2): 163-171.
[21] 孙然好, 张百平, 肖飞, 许娟, 朱运海. 山地垂直带谱的数字识别方法探讨. 遥感学报, 2008, 12(2): 305-311.
[22] Sherman R, Mullen R, Li H M, Fang Z D, Wang Y. Spatial patterns of plant diversity and communities in Alpine ecosystems of the Hengduan Mountains, northwest Yunnan, China. Journal of Plant Ecology, 2008, 1(2): 117-136.
[23] 张百平, 谭靖, 姚永慧. 山地垂直带信息图谱研究. 北京: 中国环境科学出版社, 2009.
[24] 姚永慧, 张百平, 韩芳, 庞宇. 横断山区垂直带谱的分布模式与坡向效应. 山地学报, 2010, 28(1): 11-20.
[25] 侯学煜, 张新时. 中国山地植被垂直分布的规律性 // 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980: 738-745.
[26] 李文华, 冷允法, 胡涌. 云南横断山区森林植被分布与水热因子相关的定量化研究. 昆明: 云南人民出版社, 1983.
[27] Hamilton A C, Perrott R A. A study of altitudinal zonation in the montane forest belt of Mt. Elgon, Kenya/Uganda. Vegetatio, 1981, 45(2): 107-125.
[28] He W H, Zhang B P, Zhao F, Zhang S, Qi W W, Wang J, Zhang W J. The mass elevation effect of the central Andes and its implications for the Southern Hemisphere's highest treeline. Mountain Research and Development, 2016, 36(2): 213-221.
[29] 张百平, 姚永慧. 山体效应研究. 北京: 中国环境出版社, 2015.
[30] Hsieh F Y, Bloch D A, Larsen M D. A simple method of sample size calculation for linear and logistic regression. Statistics in Medicine, 1998, 17(14): 1623-1634.
[31] Shen Z H, Fei S L, Feng J M, Liu Y N, Liu Z L, Tang Z Y, Wang X P, Wu X P, Zheng C Y, Zhu B, Fang J Y. Geographical patterns of community-based tree species richness in Chinese mountain forests: the effects of contemporary climate and regional history. Ecography, 2012, 35(12): 1134-1146
[32] Pendry C A, Proctor J. The causes of altitudinal zonation of rain forests on Bukit Belalong, Brunei. Journal of Ecology, 1996, 84(3): 407-418.
[33] 沈泽昊, 方精云, 刘增力, 伍杰. 贡嘎山东坡植被垂直带谱的物种多样性格局分析. 植物生态学报, 2001, 25(6): 721-732.
[34] 孙鸿烈. 中国生态系统. 北京: 科学出版社, 2005.
[35] Leathwick J R, Burns B R, Clarkson B D. Environmental correlates of tree alpha-diversity in New Zealand primary forests. Ecography, 1998, 21(3): 235-246.
[36] Antonio Vázquez G J, Givnish T J. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlan. Journal

of Ecology, 1998, 86(6): 999-1020.

[37] Kitayama K. An altitudinal transect study of the vegetation on Mount Kinabalu, Borneo. Vegetatio, 1992, 102(2): 149-171.

[38] Tang C Q, Ohsawa M. Zonal transition of evergreen, deciduous, and coniferous forests along the altitudinal gradient on a humid subtropical mountain, Mt. Emei, Sichuan, China. Plant Ecology, 1997, 133(1): 63-78.

[39] Nor S. Elevational diversity patterns of small mammals on Mount Kinabalu, Sabah, Malaysia. Global Ecology and Biogeography, 2001, 10(1): 41-62.

[40] Doležal J, Šrůtek M. Altitudinal changes in composition and structure of mountain-temperate vegetation: a case study from the Western Carpathians. Plant Ecology, 2002, 158(2): 201-221.

[41] Kessler M. Elevational gradients in species richness and endemism of selected plant groups in the central Bolivian Andes. Plant Ecology, 2000, 149(2): 181-193.

[42] 田海芬, 刘华民, 王炜, 王立新, 梁存柱. 大青山山地植物区系及生物多样性研究. 干旱区资源与环境, 2014, 28(8): 172-177.

[43] 唐志尧, 方精云. 植物物种多样性的垂直分布格局. 生物多样性, 2004, 12(1): 20-28.

[44] Tang Z Y, Fang J Y, Chi X L, Feng J M, Liu Y N, Shen Z H, Wang X P, Wang Z H, Wu X P, Zheng C Y, Gaston K J. Patterns of plant beta-diversity along elevational and latitudinal gradients in mountain forests of China. Ecography, 2012, 35(12): 1083-1091.

[45] Yang Y, Shen Z H, Han J, Zhongyong C. Plant diversity along the eastern and western slopes of Baima Snow Mountain, China. Forests, 2016, 7(4): 89.

[46] Romdal T S, Grytnes J A. An indirect area effect on elevational species richness patterns. Ecography, 2007, 30(3): 440-448.

[47] Colwell R K, Gotelli N J, Ashton L A, Beck J, Brehm G, Fayle T M, Fiedler K, Forister M L, Kessler M, Kitching R L, Klimes P, Kluge J, Longino J T, Maunsell S C, McCain C M, Moses J, Noben S, Sam K, Sam L, Shapiro A M, Wang X P, Novotny V. Midpoint attractors and species richness: modelling the interaction between environmental drivers and geometric constraints. Ecology Letters, 2016, 19(9): 1009-1022.

[48] Kreft H, Jetz W. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, 104(14): 5925-5930.

[49] Peters M K, Hemp A, Appelhans T, Behler C, Classen A, Detsch F, Ensslin A, Ferger S W, Frederiksen S B, Gebert F, Haas M, Helbig-Bonitz M, Hemp C, Kindeketa W J, Mwangomo E, Ngereza C, Otte I, Röder J, Rutten G, Schellenberger Costa D, Tardanico J, Zancolli G, Deckert J, Eardley C D, Peters R S, Rödel M O, Schleuning M, Ssymank A, Kakengi V, Zhang J, Böhning-Gaese K, Brandl R, Kalko E K V, Kleyer M, Nauss T, Tschapka M, Fischer M, Steffan-Dewenter I. Predictors of elevational biodiversity gradients change from single taxa to the multi-taxa community level. Nature Communications, 2016, 7: 13736.

[50] Körner C. The use of 'altitude' in ecological research. Trends in Ecology & Evolution, 2007, 22(11): 569-574.

[51] Goulden M L, Anderson R G, Bales R C, Kelly A E, Meadows M, Winston G C. Evapotranspiration along an elevation gradient in California's Sierra Nevada. Journal of Geophysical Research, 2012, 117(G3): G03028, doi: 10.1029/2012JG002027.

[52] Sun X Y, Wang G X, Huang M, Hu Z Y, Song C L. Effect of climate change on seasonal water use efficiency in subalpine *Abies fabri*. Journal of Mountain Science, 2017, 14(1): 142-157.

[53] Hunsaker C T, Whitaker T W, Bales R C. Snowmelt Runoff and water yield along elevation and temperature gradients in California's Southern Sierra Nevada. Journal of the American Water Resources Association, 2012, 48(4): 667-678.

[54] Reinfelds I, Swanson E, Cohen T, Larsen J, Nolan A. Hydrospatial assessment of streamflow yields and effects of climate change: Snowy Mountains, Australia. Journal of Hydrology, 2014, 512: 206-220.

[55] 刘兴良, 史作民, 杨冬生, 刘世荣, 杨玉坡, 马钦彦. 山地植物群落生物多样性与生物生产力海拔梯度变化研究进展. 世界林业研究, 2005, 18(4): 27-34.

[56] 王长庭, 王启基, 龙瑞军, 景增春, 史惠兰. 高寒草甸群落植物多样性和初级生产力沿海拔梯度变化的研究. 植物生态学报, 2004, 28(2): 240-245.

[57] 张静, 任志远. 汉江流域植被净初级生产力时空格局及成因. 生态学报, 2016, 36(23): 7667-7677.

[58] Goulden M L, Bales R C. Mountain runoff vulnerability to increased evapotranspiration with vegetation expansion. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(39): 14071-14075.

[59] Fang J Y, Shen Z H, Tang Z Y, Wang X P, Wang Z H, Feng J M, Liu Y N, Qiao X J, Wu X P, Zheng C Y. Forest community survey and the structural characteristics of forests in China. Ecography, 2012, 35(12): 1059-1071.

[60] Wang G X, Ran F, Chang R Y, Yang Y, Luo J, Fan J R. Variations in the live biomass and carbon pools of *Abies georgei* along an elevation gradient on the Tibetan Plateau, China. Forest Ecology and Management, 2014, 329: 255-263.

[61] Lu X Y, Cheng G W. Climate change effects on soil carbon dynamics and greenhouse gas emissions in *Abies fabri* forest of subalpine, Southwest China. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(5): 1015-1021.

[62] Holtmeier F K, Broll G, Müterthies A, Anschlag K. Regeneration of trees in the treeline ecotone: northern Finnish Lapland. Fennia, 2003, 181(2): 103-128.

[63] Liang E Y, Wang Y F, Eckstein D, Luo T X. Little change in the fir tree-line position on the southeastern Tibetan Plateau after 200 years of warming. New Phytologist, 2011, 190(3): 760-769.

[64] Young K R, León B. Tree-line changes along the Andes: implications of spatial patterns and dynamics. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2007, 362(1478): 263-272.

[65] Butler D R, Malanson G P, Walsh S J, Fagre D B. The Changing Alpine Treeline: The Example of Glacier National Park, MT, USA. Amsterdam: Elsevier, 2009.

[66] Lloyd A H, Rupp T S, Fastie C L, Starfield A M. Patterns and dynamics of treeline advance on the Seward Peninsula, Alaska. Journal of Geophysical Research, 2002, 107(D2): ALT 2-1-ALT 2-15.

[67] Gou X H, Zhang F, Deng Y, Ettl G J, Yang M X, Gao L L, Fang K Y. Patterns and dynamics of tree-line response to climate change in the eastern Qilian Mountains, northwestern China. Dendrochronologia, 2012, 30(2): 121-126.

[68] 冉飞, 梁一鸣, 杨燕, 杨阳, 王根绪. 贡嘎山雅家埂峨眉冷杉林线种群的时空动态. 生态学报, 2014, 34(23): 6872-6878.

[69] Harsch M A, Hulme P E, McGlone M S, Duncan R P. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. Ecology Letters, 2009, 12(10): 1040-1049.

[70] Elliott G P, Baker W L. Quaking Aspen (*Populus tremuloides* Michx.) at treeline: a century of change in the San Juan Mountains, Colorado, USA. Journal of Biogeography, 2004, 31(5): 733-745.

[71] Peñuelas J, Ogaya R, Boada M, Jump A S. Migration, invasion and decline: changes in recruitment and forest structure in a warming-linked shift of European beech forest in Catalonia (NE Spain). Ecography, 2007, 30(6): 829-837.

[72] Salzer M W, Hughes M K, Bunn A G, Kipfmueller K F. Recent unprecedented tree-ring growth in bristlecone pine at the highest elevations and possible causes. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2009, 106(48): 20348-20353.

[73] Wang W Z, Liu X H, Shao X M, Qin D H, Xu G B, Wang B, Zeng X M, Wu G J, Zhang X W. Differential response of Qilian juniper radial growth to climate variations in the middle of Qilian Mountains and the northeastern Qaidam Basin. Climatic Change, 2015, 133(2): 237-251.

[74] Liang E Y, Dawadi B, Pederson N, Eckstein D. Is the growth of birch at the upper timberline in the Himalayas limited by moisture or by temperature?. Ecology, 2014, 95(9): 2453-2465.

[75] Paulsen J, Körner C. A climate-based model to predict potential treeline position around the globe. Alpine Botany, 2014, 124(1): 1-12.

[76] 王襄平, 张玲, 方精云. 中国高山林线的分布高度与气候的关系. 地理学报, 2004, 59(6): 871-879.

[77] Körner C, Paulsen J. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. Journal of Biogeography, 2004, 31(5): 713-732.

[78] Marshall J D, Linder S. Mineral nutrition and elevated [CO_2\] interact to modify $\delta^{13}C$, an index of gas exchange, in Norway spruce. Tree Physiology, 2013, 33(11): 1132-1144.

[79] Li M H, Xiao W F, Wang S G, Cheng G W, Cherubini P, Cai X H, Liu X L, Wang X D, Zhu W Z. Mobile carbohydrates in Himalayan treeline trees I. Evidence for carbon gain limitation but not for growth limitation. Tree Physiology, 2008, 28(8): 1287-1296.

[80] Hoch G, Körner C. The carbon charging of pines at the climatic treeline: a global comparison. Oecologia, 2003, 135(1): 10-21.

[81] Shi P, Körner C, Hoch G. A test of the growth-limitation theory for alpine tree line formation in evergreen and deciduous taxa of the eastern Himalayas. Functional Ecology, 2008, 22(2): 213-220.

[82] Grace J, James J. Physiology of trees at treeline // Alden J N, Mastrantonio J L, Ødum S, eds. Forest Development in Cold Climates. New York: Plenum Press, 1993: 105-114.

[83] Smith W K, Germino M J, Hancock T E, Johnson D M. Another perspective on altitudinal limits of alpine timberlines. Tree Physiology, 2003, 23(16): 1101-1112.

[84] Alftine K J, Malanson G P. Directional positive feedback and pattern at an alpine tree line. Journal of Vegetation Science, 2004, 15(1): 3-12.

[85] Liang E Y, Wang Y F, Piao S L, Lu X M, Camarero J J, Zhu H F, Zhu L P, Ellison A M, Ciais P, Peñuelas J. Species interactions slow warming-induced upward shifts of treelines on the Tibetan Plateau. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113(16): 4380-4385.

[86] 王根绪, 邓伟, 杨燕, 程根伟. 山地生态学的研究进展、重点领域与趋势. 山地学报, 2011, 29(2): 129-140.

[87] Krishnaswamy J, John R, Joseph S. Consistent response of vegetation dynamics to recent climate change in tropical mountain regions. Global Change Biology, 2014, 20(1): 203-215.

[88] Grabherr G, Gottfried M, Pauli H. Climate change impacts in alpine environments. Geography Compass, 2010, 4(8): 1133-1153.

[89] Walther G R, Beißner S, Burga C A. Trends in the upward shift of alpine plants. Journal of Vegetation Science, 2005, 16(5): 541-548.

[90] Parolo G, Rossi G. Upward migration of vascular plants following a climate warming trend in the Alps. Basic and Applied Ecology, 2008, 9(2):

100-107.

[91] Lenoir J, Gégout J C, Marquet P A, de Ruffray P, Brisse H. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. Science, 2008, 320(5884): 1768-1771.

[92] Song X Z, Peng C H, Zhou G M, Jiang H, Wang W F, Xiang W H. Climate warming-induced upward shift of Moso bamboo population on Tianmu Mountain, China. Journal of Mountain Science, 2013, 10(3): 363-369.

[93] Erschbamer B, Kiebacher T, Mallaun M, Unterluggauer P. Short-term signals of climate change along an altitudinal gradient in the South Alps. Plant Ecology, 2009, 202(1): 79-89.

[94] Pauli H, Gottfried M, Dullinger S, Abdaladze O, Akhalkatsi M, Alonso J L B, Coldea G, Dick J, Erschbamer B, Calzado R F, Ghosn D, Holten J I, Kanka R, Kazakis G, Kollár J, Larsson P, Moiseev P, Moiseev D, Molau U, Mesa J M, Nagy L, Pelino G, Puşcaş M, Rossi G, Stanisci A, Syverhuset A O, Theurillat J P, Tomaselli M, Unterluggauer P, Villar L, Vittoz P, Grabherr G. Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. Science, 2012, 336(6079): 353-355.

[95] Gritsch A, Dirnböck T, Dullinger S. Recent changes in alpine vegetation differ among plant communities. Journal of Vegetation Science, 2016, 27(6): 1177-1186.

[96] Dirnböck T, Essl F, Rabitsch W. Disproportional risk for habitat loss of high-altitude endemic species under climate change. Global Change Biology, 2011, 17(2): 990-996.

[97] Engler R, Randin C F, Thuiller W, Dullinger S, Zimmermann N E, Araújo M B, Pearman P B, Le Lay G, Piedallu C, Albert C H, Choler P, Coldea G, De Lamo X, Dirnböck T, Gégout J C, Gómez-García D, Grytnes J A, Heegaard E, Høistad F, Nogués-Bravo D, Normand S, Puşcaş M, Sebastià M T, Stanisci A, Theurillat J P, Trivedi M R, Vittoz P, Guisan A. 21st century climate change threatens mountain flora unequally across Europe. Global Change Biology, 2011, 17(7): 2330-2341.

[98] Kelly A E, Goulden M. Rapid shifts in plant distribution with recent climate change. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(33): 11823-11826.

[99] Breshears D D, Huxman T E, Adams H D, Zou C B, Davison J E. Vegetation synchronously leans upslope as climate warms. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(33): 11591-11592.

[100] Adams H D, Kolb T E. Tree growth response to drought and temperature in a mountain landscape in northern Arizona, USA. Journal of Biogeography, 2005, 32(9): 1629-1640.